DOI:10.11931/guihaia.gxzw202402004

热带岩溶森林内露石表面微生境及其殖居植物

兰亚[1, 2]，郭艺博[1, 2]，袁闯[1, 2]，沈有信[1, 2*]

（1. 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 勐仑 666303；2. 中国科学院大学，北京 100049）

摘　要：露石是岩溶生态系统的一个典型特征物，其上发育着多样的微生境并殖居着多样的植物，但殖居植物与微生境之间的关系尚不清楚。该文以西双版纳的一片发育在石灰山上的热带季节性湿润林为研究对象，测量 586 个露石微生境的自身特征与外界环境因子，并调查其上殖居植物的物种组成情况，采用 Pearson 相关性分析与冗余分析（RDA）来揭示露石微生境特征及环境因子对殖居植物的影响。结果表明：（1）热带岩溶森林中露石微生境的土深（4.92±4.00）cm、面积（532.28±1 575.10）cm^2 等特征值变异性较大。（2）微生境中共调查到 44 科 82 属 90 种 1 518 株乔、灌、草植物，其中在岩溶基质中具有优势的适宜种占总物种数的 35.6%。（3）微生境的面积与土深对殖居植物物种组成及丰富度的解释度大于 70%。（4）露石微生境内的殖居植物物种丰富度与面积之间，存在明显的递衰指数型种-面积关系。综上所述，热带岩溶森林内露石表面微生境存在高度异质性，面积和土深是影响植物殖居的关键因子，种-面积关系主导了露石表面微生境的物种丰富度格局。

关键词：岩溶，露石，微生境，生境异质性，岩溶特征种，种-面积关系

中图分类号：Q948　　　　　　　　**文献标识码：**A

Microhabitats and their colonized plants on rock outcrops surface in tropical karst forest

LAN Ya[1,2]，GUO Yibo[1,2]，YUAN Chuang[1,2]，SHEN Youxin[1,2*]

(1. *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden of Chinese Academy of Sciences*, Menglun 666303, Yunnan, China; 2. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: Rock outcrop is a typical feature of karst ecosystem, on which there are complex microhabitats and various colonized plants, but the relationship between these plants and microhabitats is not clear. Taking a tropical seasonal humid forest in Xishuangbanna as the research object in this study, we measured the morphological characteristics and external environmental factors of 586 microhabitats on rock outcrops surface. All colonized vascular species on these microhabitats were identified and counted. Then, Pearson correlation analysis and redundancy analysis (RDA) were used to reveal the relationship between microhabitats (including morphological characteristics and environmental factors) and vascular plants richness. The results were as follows: (1) In tropical karst forest, the microhabitat characteristic such as soil depth [(4.92 ± 4.00)] cm and area [(532.28 ± 1 575.10) cm^2] have great variability. (2) A total of 1 518 individuals of 90 species belonging to 82 genera and 44 families were recorded in all microhabitats, and karst preferent species that dominants on limestone accounted for 35.6%. (3) The area size and soil depth of microhabitat can explain more than 70% of species composition and colonized plants richness in RDA model. (4) The species-area relationship between the richness of the colonized plants and the area of rock outcrops microhabitats shows an obvious

---

基金项目：国家自然科学基金（32101380）。

第一作者：兰亚（1997—），硕士研究生，主要从事喀斯特露石微生境研究，(E-mail) lanya@ xtbg.ac.cn。

[*]**通信作者：**沈有信，博士，研究员，主要从事喀斯特生态学与植被恢复研究工作，(E-mail) yxshen@ xtbg.ac.cn。

exponential decay. In conclusion, microhabitats on rock outcrops in the tropical karst forest is highly heterogeneous, the area size and soil depth are the key factors affecting plant colonization, and the species-area relationship dominates the species richness pattern on rock outcrops microhabitats.
Key words: karst, rock outcrop, microhabitat, habitat heterogeneity, karst characteristic species, species-area relationship

中国热带、亚热带的碳酸盐经水力作用，形成了多样的岩溶地貌（Ford & Williams, 2007; De Waele et al., 2009; Parise, 2011）。此类地貌的自然林、人工林、石漠化迹地常见裸露的岩体（如石牙、溶峰、散落碎块），沈有信等（2018）将其称之为露石。在差异化溶蚀条件下，岩溶露石表面（高于地表以上）及露石之间形成多种外部形态可明显区分、在长宽方向上仅数十厘米至数米的小生境，如石面、石缝、石沟、石洞、石坑等（朱守谦等，2002），露石表面微生境通常面积较小，在植物群落学的研究中通常被忽略。

露石表面微生境可以截留大气沉降物、植被凋落物和部分岩石风化产物，形成石冠腐殖土，为植物的殖居提供一定物质基础和生存、栖息空间（侯满福和蒋忠诚，2006；朱习爱等，2016）。当植物的种子、孢子经过各种散布途径到达这些微生境时，其可能萌发、存活并定居于这些微生境，即为殖居植物。露石表面微生境上的殖居植物种类丰富，包括苔藓、藻类和维管束植物，为局域生态系统的生物多样性维持做出贡献（王德炉等，2003；曹建华等，2022）。露石上殖居植物通常被视为石附生植物。徐海清等（2006）在云南石林的半湿润常绿阔叶林内调查到 16 科 17 种岩石表面附生维管束植物；朱习爱等（2016）在云南石林的石漠化、人工林和自然林内的各 60 个 2 m × 2 m 露石样方内分别调查到 15 科 21 属 21 种、15 科 25 属 25 种和 28 科 39 属 41 种维管束植物。

我国西南湿润的热带亚热带岩溶地区是世界上面积最大、岩溶发育最强烈的岩溶区，也是我国四大生态脆弱区之一（李阳兵等，2002；Wang et al., 2019）。生境与植物的关系是解释岩溶区生物多样性形成与维持机制，也是探寻石漠化治理的重要基础（戈峰，2008；曹建华等，2022）。岩溶区干旱、土壤瘠薄、富钙的环境特征在露石表面微生境中进一步极端化，因此对殖居植物的岩溶适应性提出了更严格的要求（陈洪松等，2018）。

植物生存的栖息地内的小尺度差异，即生境异质性，是决定局域生态系统内植物多样性的一个重要基础（Heidrich et al., 2020）。露石微生境的外部形态特征与外界环境因子的多样性组合，形成了水平空间上较高的生境异质性（郭柯等，2011；陈洪松等，2013），推测其影响着殖居植物的生长、生存，从而影响物种的组成与分布（沈有信等，2018）。然而，目前鲜有关于局域岩溶系统内的生境异质性与殖居植物关系的研究。

本研究以西双版纳热带岩溶森林中的露石表面微生境为研究对象，依托样点调查法获取殖居植物的物种数据，采用 Pearson 相关性分析及冗余分析，通过探究外界环境因子（郁闭度、海拔、坡位、坡向、坡度、高度、石位比）与微生境自身形态特征（面积、深度、深宽比及圆符合度）对殖居植物物种组成、多样性的影响，拟探讨以下问题：（1）露石表面微生境外界环境因子及自身形态特征对殖居植物物种丰富度的影响程度；（2）对于不同生活型、岩溶适应性类群的殖居植物，物种丰富度对微生境外界环境因子及自身形态特征的响应程度有何变化。旨在为揭示岩溶区生物多样性格局及其维持机制提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

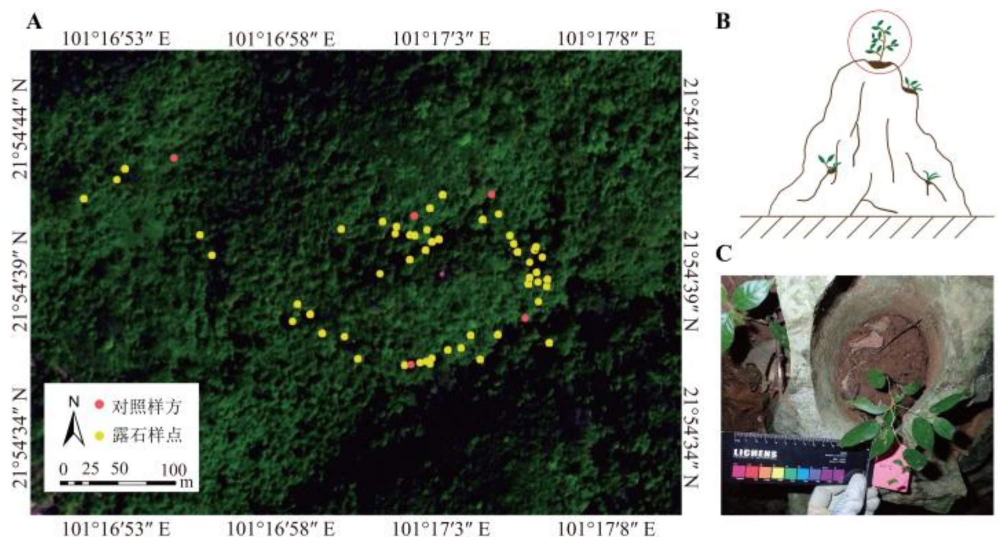
研究区位于西双版纳国家级自然保护区勐仑子保护区内，二叠系碳酸盐，面积约 300 hm^2，海拔 600～800 m，部分地表的岩石裸露率大于 90%；属北热带季风气候，年平均气

温 21.5 ℃，年降水量 1 557 mm，年相对湿度 86%，一年中干湿季分明（吴毅，2019）。该区森林群落的人工干扰程度小，森林覆盖率达 95%以上，植被类型为热带季节性湿润林。群落的乔木下层覆盖度＞80%，以闭花木（*Cleistanthus sumatranus*）占绝对优势，轮叶戟（*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*）次之，伴生有大果油朴（*Celtis philippensis*）等；在林下灌木层中，闭花木幼树占优势；林内木质藤本丰富，常见厚叶的维管附生植物（朱华等，2015）。

研究区内露石与植物“和谐相处”，形成了典型的“岩石-土壤-植物” 岩溶森林生态系统（沈有信等，2018）。研究区的土壤是在石灰岩基质上发育形成的淋溶腐殖质碳酸盐土（杨霖等，2018），中性偏酸，土层浅薄不连续；而微生境中的石冠腐殖土以黑色、棕色石灰土为主，中性偏碱。

1.2 调查方法

研究区域雨季、旱季分明，岩溶作用强烈，为排除雨季过高的水热条件对露石表面微生境的干扰，实验在 11—12 月的旱季开展。野外调查分两次进行，第一次寻找并定位微生境，第二次记录生境及植物信息，两次工作间隔两周。研究时选择露石集中且远离人为干扰的区域，以减少因为人为干扰导致的地形、微地貌、森林郁闭度、周围植物群落组成等差异。总计调查到 586 个微生境（图 1：A），所选择的微生境均为有植物生长且植物根系限定其中的封闭生境（图 1：B、C），排除那些植物根系已经超出或边界不明确的微生境；同时在微生境样点集中区建立无露石对照样地（5 m×5 m），调查其环境特征及物种组成。



A. 调查点分布；**B**. 露石及微生境示意图；**C**. 露石表面微生境。

A. Distribution of rock outcrops survey sites; **B**. Schematic diagram of rock outcrops and microhabitats; **C**. microhabitats on rock outcrops surfaces.

图 1 研究区调查点分布及露石表面微生境概况图

Fig.1 Distribution of survey sites and microhabitats on rock outcrops surfaces in the research area

生境异质性的评估有两种方法，一种是通过一定面积上生境类型及其数量来估计（Triantis et al., 2006; Sfenthourakis & Triantis, 2009）；由于环境因子会影响植物的空间分布状况（Sheng et al., 2018），因此另一种方法是用环境因子替代变量来代表（Ricklefs & Lovettel, 1999），常用海拔、坡度衡量地形上的空间异质性，用归一化植被指数（normalized difference vegetation index, NDVI）代表生境内植物群落差异形成的空间异质性（Yan et al., 2023）。本实验的研究对象仅为露石表面微生境，且位于同一热带岩溶森林中，植被群落单一而稳定，

因此用露石微生境的本身的特征值及其所在林内的环境指标来定义生境异质性。

测定露石表面微生境上方的林冠郁闭度、微生境所在的地形因子（海拔、坡位、坡向、坡度、高度、石位比）以及自身形态特征（面积、深度、深宽比及圆符合度）。通过比对12:00—14:00的调查样点与无遮阴空地的3—5点的光合有效辐射平均值，计算林冠郁闭度。使用便携式GPS，测量经纬度和海拔；根据山体划分坡位，分为下坡位、中坡位、上坡位、坡顶。用指南针测得坡向，分为阴坡（337.5°～67.5°）、半阴坡（67.5°～112.5°、292.5°～337.5°）、半阳坡（112.5°～157.5°、247.5°～292.5°）、阳坡（157.5°～247.5°）。用水平仪测得坡度。用卷尺测量露石高度，计量微生境所在位置的高度与露石高度的比值（石位比），来判断微生境在整个露石上的相对位置。

微生境的形态特征值是利用图像处理软件image J来评估（刘娟等，2018）。对每个微生境中附加比例尺后进行垂直拍摄（图1：C），将照片导入软件，通过照片中比例尺的像素点数量来校准单位长度，之后通过套索工具框选微生境范围，获取微生境的长、宽、面积、圆符合度（即微生境表面形状与标准圆的接近程度）数据。为减小人为误差，每张图片重复三次，计算平均值。用带刻度的铁签测量3～5个点的土深值，求得平均值作为最终微生境土深。平均土深与生境的长边长度的比值为深宽比，体积为面积与土深的乘积。

识别并记录每个微生境中殖居的维管束植物的种类及数量，分为乔木、灌木与草本三类生活型。通过查阅植物志、并请教西双版纳热带植物园内的专家，完成所调查到物种的岩溶适应性分类。将研究区殖居植物根据岩溶生境适应性分为三类：专有种、适宜种和随遇种；专有种植物对碳酸盐岩基质具有专一性，其他生境不生长；适宜种植物对碳酸盐岩基质有较高的选择性，常在岩溶生境中长势旺盛，在酸性或其他基质生境则发育不良；随遇种植物对基质生境选择具有随意性，在植物地理学意义上没有明显的地域空间界限（屠玉麟，1995；Zhu et al., 2003；朱华等，2007）。

1.3 数据处理

物种数即物种丰富度；株数即多度；根据殖居植物组成的生活型和岩溶适应性类群分类，分别计数出现相应物种组成的微生境，计算其在总微生境数中的百分比，作为该物种组成的殖居率。利用 Excel 软件进行初步数据整理、分析。由于微生境与对照样方的环境因子数据正态性不强且对照组数据集较小，因此采用 Origin 2023 软件的非参数检验功能，对微生境与对照样方的环境因子作Mann-Whitney方差分析，以此判断二者的差异显著性（袁铁象等，2014）。利用 Origin 2023 软件的Pearson相关性分析功能，绘制各数据集间的相关性热图。

建立环境因子及形态特征矩阵与各物种组成及丰富度矩阵，通过约束性的降维排序方法，探究岩溶生境异质性对殖居植物分布格局的影响。通过R语言程序包 vegan的消除趋势对应分析（detrended correspondence analysis，DCA）方法，分析物种组成及丰富度矩阵，生活型与岩溶适应性类群的DCA梯度轴长的第一轴值分别为1.23、1.27，可判定各物种组成及丰富度之间更倾向于线性关系，而非适用于单峰模型的典范对应分析（canonical correspondence analysis，CCA）方法，故选择基于线性模型的冗余分析（redundancy analysis，RDA）方法，分析微生境各环境因子与物种组成及丰富度的关系，检验各环境因子的影响显著性，做影响效应层次分析以确定各因子的模型解释度，绘制RDA排序图（龙健等，2012）。利用 Origin 2023 软件的指数拟合函数，拟合露石微生境的物种-面积关系（specie-area relationship，SAR）曲线，绘制SAR散点图。

2 结果与分析

2.1 露石表面微生境及其环境特征

经非参数检验比对 586 个露石微生境及对照样地的环境因子后发现，海拔、坡位、坡向、坡度与郁闭度之间没有显著差异（表 1），并且这些环境特征值变异系数均较小。微生境的形态特征值变异程度较大，如面积、体积、长度、深长比，变异系数均大于 100%；体积的变异系数最大，为 611.89%；其次是面积，为 295.92%，其范围跨度为 0.14~ 20 154.41 cm^2。总体看，石面微生境相对较小，类似于一个“花盆”，其平均深度仅有 4.92 cm，平均长度为 24.02 cm，平均面积为 532.28 cm^2，与标准圆的平均接近程度（圆符合度）达到 0.52。微生境形态特征与环境因子间的 Pearson 相关性分析显示，海拔与坡位、面积与体积、面积与长度之间均有高度相关性（图 2），其余特征值之间相关性较中等或不明显。

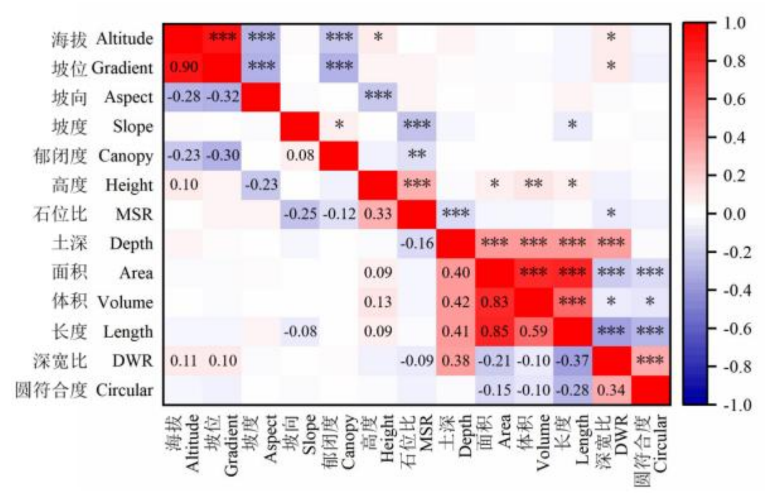
表 1　对照样方及露石表面微生境的形态特征与环境因子值

Table 1　Morphological characteristics and environmental factors of control checks and rock outcrops microhabitats

影响因子 Factor	生境类型 Habitat type	平均值 Average value	标准差 SD	变异系数 *CV*
海拔 Altitude (m)	CK[a]	610.42	30.90	5.06
	MH[a]	626.66	23.56	3.76
坡位 Gradient	CK[a]	1.80	0.84	46.48
	MH[a]	2.51	0.93	37.14
坡向 Aspect	CK[a]	3.20	0.84	26.15
	MH[a]	2.24	1.05	46.79
坡度 Slope (°)	CK[a]	19.00	7.04	37.03
	MH[a]	16.74	16.69	99.72
郁闭度 Canopy density (%)	CK[a]	84.37	12.24	14.51
	MH[a]	77.25	14.04	18.17
高度 Height (cm)	MH	127.70	98.16	76.87
石位比 MSR	MH	0.59	0.26	44.06
土深 Depth (cm)	MH	4.92	4.00	81.27
面积 Area (cm^2)	MH	532.28	1 575.10	295.92
体积 Volume (cm^3)	MH	5 148.33	31 501.92	611.89
长度 Length (cm)	MH	24.02	29.08	121.03
深宽比 DWR	MH	0.39	0.43	109.10
圆符合度 Circular	MH	0.52	0.20	37.24

注: **CK**. 对照样方；**MH**. 露石表面微生境；a 为 CK 与 MH 间各影响因子的差异显著性标记，均为 a 表示差异不显著。

Note: **CK**. Control checks; **MH**. Rock outcrops microhabitats; a indicates the significant difference level in each factor between CK and MH, the same a means that differences are not significant.



MSR. 石位比；**DWR**. 深宽比。*表示显著水平 $P<0.05$；**表示极显著水平 $P<0.01$；***表示极显著水平 $P<0.001$。下同。

MSR. Microhabitat-stone ratio; **DWR**. Depth-width ratio. * indicates significant level at $P<0.05$; ** indicates extremely significant level at $P<0.01$; *** indicates extremely significant level at $P<0.001$. The same below.

图 2 微生境形态特征及环境因子 Pearson 相关性

Fig.2 Pearson correlations between morphological characters and environmental factors rock outcrops microhabitats

2.2 殖居植物特征

在 586 个露石微生境中，共调查到 1 545 株维管束植物个体，平均每个生境 2.6 株。其中 27 株个体尚在幼苗期难以鉴定，故未计入，其余 1 518 株个体分属 44 科 82 属 90 种。殖居植物的草本物种数（36 种）>灌木（31 种）>乔木（23 种），但乔木多度（763 株）>灌木（494 株）>草本（261 株），乔木的多度约为灌木的两倍；殖居率为灌木（66.0%）>乔木（55.3%）>草本（30.5%）（表 2）。仅有 1 种 1 株岩溶专有种，为喜鹊苣苔（*Ornithoboea henryi*），随遇种（34 科 54 属 57 种）的科、属、种数均高于适宜种（20 科 30 属 32 种），而适宜种多度（986 株）约为随遇种（531 株）的两倍，适宜种的殖居率（86.0%）大于随遇种（65.5%）（表 2）。乔木中以适宜种为主，而灌木中以随遇种为主，草本中随遇种相对适宜种更占优势（表 2）。

殖居植物中，大戟科（Euphorbiaceae）和荨麻科（Urticaceae）物种数最多，均有 6 种。多度占比前三的物种依次为闭花木（*Cleistanthus sumatranus*）（33.5%，乔木，适宜种）、多花山壳骨（*Pseuderanthemum polyanthum*）（7.4%，灌木，随遇种）与轮叶戟（*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*）（7.3%，乔木，适宜种）。殖居率前三依次为闭花木（29.4%，乔木，适宜种）、多花山壳骨（15.5%，灌木，随遇种）、二籽扁蒴藤（*Reissantia arborea*）（9.2%，灌木，适宜种）。

表 2 露石微生境殖居植物的生活型及岩溶适应性类群组成（*n*=586）

Table 2 The life forms and karst adaptability types of colonizing plants in rock outcrops microhabitats (*n*=586)

生活型 Life form	岩溶适应性类群 Karst adaptability group	科占比 Family ratio (%)	属占比 Genus ratio (%)	物种占比 Species ratio (%)	多度占比 Abundance ratio (%)	殖居率 Distribution ratio (%)
乔木	专有种	0	0	0	0	0

Trees	Exclusives					
	适宜种 Preferents	15.9	14.6	14.4	49.4	53.2
	随遇种 Indifferents	22.7	12.2	11.1	0.9	2.0
	小计 Sum	38.6	26.8	25.6	50.3	55.3
灌木 Shrubs	专有种 Exclusives	0	0	0	0	0
	适宜种 Preferents	15.9	11.0	10.0	8.6	18.1
	随遇种 Indifferents	31.8	24.4	24.4	23.9	48.0
	小计 Sum	40.9	35.4	34.4	32.5	66.0
草本 Herbs	专有种 Exclusives	2.3	1.2	1.1	0.1	0.2
	适宜种 Preferents	20.5	11.0	11.1	6.9	14.7
	随遇种 Indifferents	38.6	29.3	27.8	10.2	15.7
	小计 Sum	50.0	37.8	40.0	17.2	30.5

注：科占比（%）= 各植物类型的科数/总科数×100；属占比（%）= 各植物类型的属数/总属数×100；物种占比（%）= 各植物类型的物种数/总物种数×100；多度占比（%）= 各植物类型的多度/总多度×100；殖居率（%）= 各植物类型殖居的微生境数/总微生境数×100。

Note: Family ratio (%) = Number of families by each plant type / Total number of families ×100; Genus ratio (%) = Number of genus by each plant type / Total number of genus ×100; Species ratio (%) = Number of species by each plant type / Total number of species ×100; Abundance ratio (%) = Abundance of each plant type / Total abundance × 100; Distribution ratio (%) = Microhabitats number of each plant type / Total microhabitats number ×100.

2.3 露石微生境与殖居植物的关系

Pearson 相关性结果显示，相比于外界环境因子（海拔、坡位、坡向、坡度、郁闭度、生境高度、石位比），微生境的形态特征（土深、面积、体积、长度、深宽比、圆符合度）对各生活型和岩溶适应性类群殖居植物的丰富度影响更加显著（图 3），其中面积、长度、体积、土深与物种丰富度有较大正相关性。

微生境的长度与面积、体积与面积、坡位与海拔，两两之间共线性较高，依次排除长度、体积、坡位，之后做微生境环境因子与各物种组成及其丰富度的冗余分析（RDA）（图 4），RDA1 轴的解释度均超过 90%，面积对 RDA1 轴的贡献最大（表 3）；面积对模型的解释度最大，均高达 50%，其次是土深，超 20%，面积、土深的解释度远远超过其他微生境特征值且均为极显著影响。

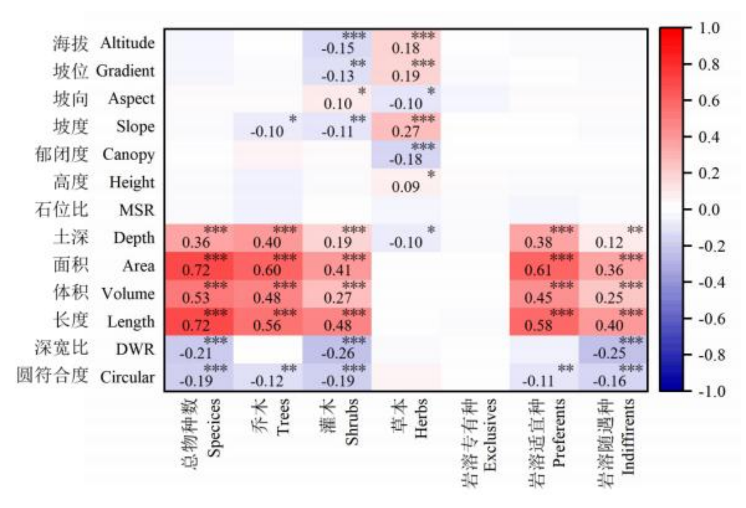
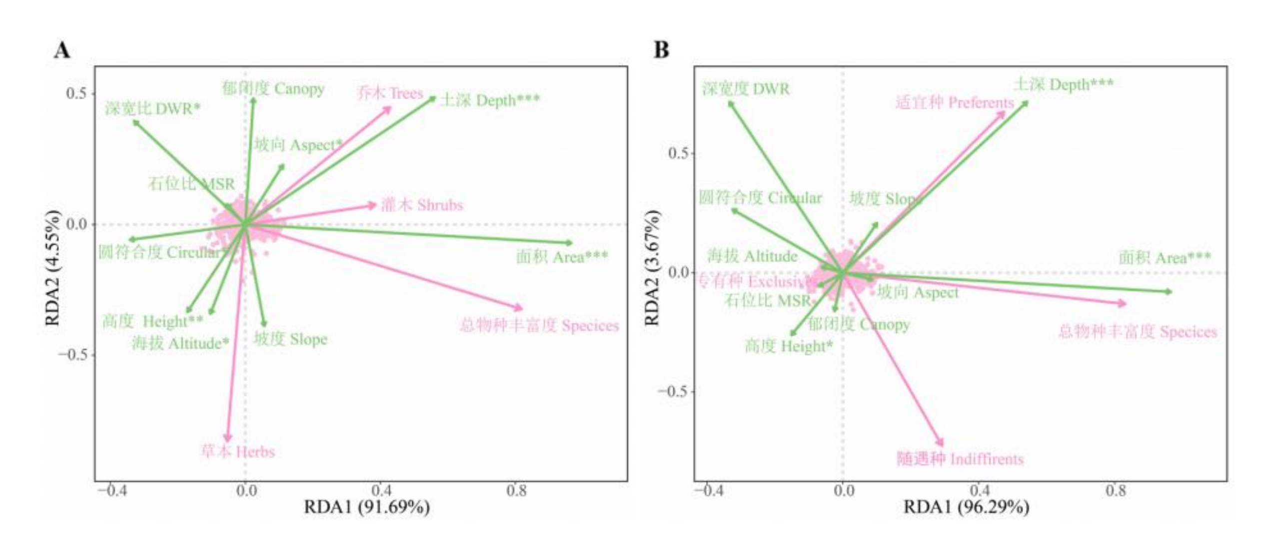


图 3　露石微生境影响因子与殖居植物物种丰富度的 Pearson 相关性

Fig.3　Pearson correlation between factors and species composition richness in rock outcrop microhabitats



A. 生活型 RDA 排序图；**B**. 岩溶适应性类群 RDA 排序图。

A. RDA ordering map of life form; **B**. RDA ranking map of karst adaptability types.

图 4 露石微生境影响因子与殖居物种丰富度的 RDA 排序图

Fig.4　RDA ordination map of factors and species composition richness in rock outcrop microhabitats

表 3　露石微生境影响因子与物种组成丰富度 RDA 重要性排序和显著性检验

Table 3　Results of RDA importance ranking and significance testing of factors and species composition richness in rock outcrops microhabitats

影响因子 Factor	生活型 Life form				岩溶适应性类群 Karst adaptability group			
	重要性排序 Importance ranking	解释变量 Explanatory variable (%)	*F* 值 *F* value	*P* 值 *P* value	重要性排序 Importance ranking	解释变量 Explanatory variable (%)	*F* 值 *F* value	*P* 值 *P* value
海拔 Altitude (m)	4	1.6	4.4	0.014*	8	0.2	0.5	0.598

坡向 Aspect	5	1.4	3.8	0.041*	7	0.6	1.8	0.154
坡度 Slope (°)	8	1.1	3.0	0.051	4	1.0	3.0	0.071
郁闭度 Canopy density (%)	9	1.0	2.7	0.060	9	0.1	0.4	0.642
高度 Height (cm)	3	2.0	5.6	0.009**	3	1.4	4.2	0.024*
石位比 MSR	10	0.5	1.3	0.250	10	0.0	0.1	0.863
土深 Depth (cm)	2	25.5	71.4	0.001***	2	23.8	70.2	0.001***
面积 Area (cm^2)	1	50.1	140.1	0.001***	1	50.5	149.2	0.001***
深宽比 DWR	7	1.1	3.2	0.035*	5	1.0	2.9	0.066
圆符合度 Circular coincidence (%)	6	1.4	3.8	0.024*	6	0.9	2.7	0.096

注：**MSR**. 石位比；**DWR**. 深宽比。*表示显著水平 P<0.05；**表示极显著水平 P<0.01；***表示极显著水平 P<0.001。

Note: **MSR**. Microhabitat-stone ratio; **DWR**. Depth-width ratio. * indicates a significant level at P＜0.05; ** indicates a very significant level at P<0.01; *** indicates a very significant level at P<0.001.

通过最优模型拟合发现，微生境的种–面积关系为一个递衰型指数拟合关系（$y=9.13-7.96e^{-\frac{x}{8306}}$，$R^2$=0.56），随着面积的增大，物种数呈先快速增长而后缓慢增长最后趋于稳定的变化趋势（图 5）。随着面积的增大，露石微生境最大殖居物种数为 10，而对照无石样地（5 m × 5 m）的平均物种数为 9.6 种，二者相近。此外，累积约 88%的数据聚集在物种数为 1 和 2 区域；在面积小于 2 000 cm^2 处汇集了约 93%的数据，而 70%的数据集中在面积小于 200 cm^2。

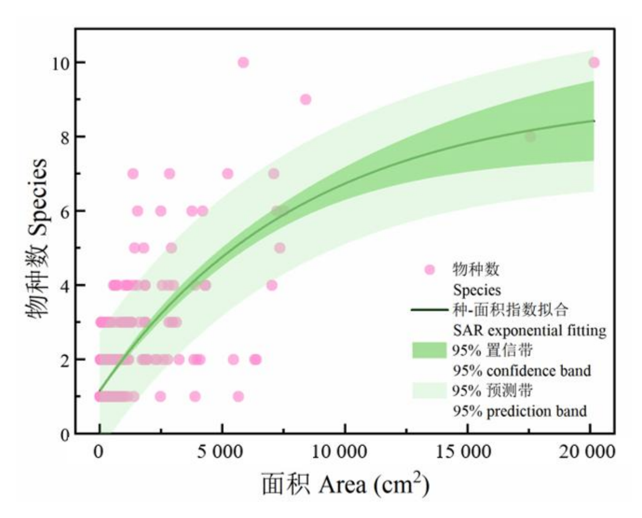


图 5 露石微生境的种–面积关系

Fig.5 Species-area relationship of rock outcrops microhabitats

3 讨论

3.1 岩溶露石表面微生境具有高度异质性

生境异质性是岩溶区形成丰富物种的关键因素（Ben-Hur et al., 2020），众多研究主要通过样方法来定性或定量探究宏观尺度中生境异质性与植物多样性的关系（谭淇毓，2021），忽略了露石这一极端生境，露石表面着生有丰富的植物类型（沈有信等，2018）。朱守谦等（2002）最早根据喀斯特地表小生境的外部形态特征划分岩溶小生境类型，在西南亚热带岩溶区的小生境研究中得到广泛应用。本研究以岩溶森林中露石表面面积较小的微生境为载体，探究其生境异质性与物种丰富度的关系。

很多研究已经揭示了岩溶地表小生境异质性与小生境之间的地形因子、土壤因子、气候因子差异之间的关系（王世杰等，2007；廖洪凯等，2010；刘方等，2016；吴求生等，2018）。归结起来，岩溶露石微生境的异质性可体现在其本身特征值的高度变异性，如深度、长度、面积、体积、形状（深宽比、圆符合度），也可体现在这些微生境所在环境因子的差异。本研究的露石微生境位于海拔差仅约 100 m 的热带岩溶森林中，植被是成熟稳定的顶极群落且森林覆盖率达 95%以上，使得局域尺度下水热条件无明显差异，即环境因子对微生境异质性的贡献相对较小，也使得对照样方与微生境的环境因子无显著差异。因此，本研究中的露石表面微生境的异质性主要由其自身特征值决定，尤其是面积和深度。当跨越不同的植被类型时，露石表面微生境的环境因子差异或许会增大，可能环境因子对微生境异质性的贡献也随之增大。

3.2 殖居维管植物的物种组成特征

本研究中，露石微生境上的殖居维管植物种属比 1.1；同区域的热带岩溶森林区拥有维管束植物种属比 2.2（朱华等，2007）；广西弄岗北热带岩溶森林区维管束植物种属比 2.2（黄俞淞等，2013）。对比发现，露石上殖居维管植物的种属比低于热带、亚热带岩溶森林中的维管束植物的种属比，表现出非常明显的寡种属特征。

露石微生境上的植物生活型组成中，乔木、灌木的森林优势种以及藤本植物具有殖居优势。微生境上殖居植物的组成特征与地带性土壤上情况相似，闭花木幼苗、轮叶戟幼苗在林下占优势（朱华等，2015）。森林优势种的种子能较好地适应岩溶的环境胁迫（叶天木等，2023），即使在土壤瘠薄的露石微生境中能较好地萌发并形成幼苗，为森林个体增补提供丰富的种源。草本植物物种丰富度最大，但微生境殖居率和多度占比均远低于乔木、灌木，考虑到研究区的森林郁闭度较高，低矮的草本植物难以与高大的乔灌植物竞争光热资源。乔木、灌木在微生境中占据绝对优势，可能是因为生长于热带岩溶森林中的木本植物根系较发达，可在岩石缝隙中扎根生长，从中吸收养分和水分（徐良等，1997）。藤本在研究区域和微生境中均广布，微生境的殖居灌木中近 58%为藤本植物，这些具有攀缘特性的物种可以在坡度较大的微生境中顽强生长（魏兴琥等，2014）。有研究表明在石漠化演替恢复的早期阶段，藤本植物可有效地覆盖石面、石缝、石沟等，对微生境有限资源进行最大化的利用（吴易雄等，2015）。

岩溶生境严苛，植物为适应这样的生境形成了独特的水分、养分吸收和利用策略（Huang et al., 2011），通过占有特定的资源和空间以实现共存（Nakashizuka，2001），使不同的岩溶植物发展出独特的环境偏好（胡刚等，2017）。本研究发现岩溶特征种能更好地适应露石微生境并占据优势；尽管其中岩溶专有种比例很低，仅占 1.1%，可能与历史上的人为破坏有关；但是岩溶适宜种比例很高，占比高达 35.6%，例如在海拔较高的岩溶丘顶的露石上，分布着大量岩溶适宜种——锈色蛛毛苣苔（*Paraboea rufescens*）与石筋草（*Pilea plataniflora*）。本研究的露石微生境中岩溶特征种的组成比例明显高于其他植物区系的研究结果，如 Zhu 等（2003）报道的西双版纳岩溶植物的岩溶专有种 10.1%，岩溶适宜种 12.2%；朱华等（2007）

报道的中国南方岩溶植物区系中岩溶特征种（专有种+适宜种）占区系总种数的 20%～30%。这种较高的岩溶特征种优势，可能与露石微生境的极端环境限制相关，岩溶生境干旱、多石而薄土、富钙的环境特征在露石微生境上进一步极端化，对植物的筛选作用愈加明显，只有与岩溶极端环境相适应的植物种和个体方能着生、正常生长（苏宗明和李先琨，2003）。

3.3 热带岩溶露石表面微生境与植物殖居

露石表面形成微生境并有植物殖居是一件难度较大的事件，只有露石受到一定的岩溶作用形成沟壑，且可以有效阻截雨水、土壤、养分资源，才能形成微生境；当附近有效种源的植物种子、孢子飘落并且能适应该露石微生境严苛的环境条件，方可成功殖居（李小双等，2007）。对于这样一个脆弱的微生境来说，外界的一点“风吹草动”都有极大概率令其覆灭，因此微生境对外界环境差异的响应理应是高度敏感的。

在本研究中，外界环境因子对露石表面微生境殖居植物物种组成及丰富度的影响解释度较低。普遍研究中，海拔、坡向、坡度、郁闭度、高度等环境因子，可通过影响光照、水分与土壤养分资源的再分配，间接影响植物的组成与分布（黄甫昭等，2016；朱习爱等，2016；张婷等，2023）。由于研究区位于热带岩溶森林内，较好的水热条件使得立地条件较差的微生境内也能支撑某些物种的种子萌发和幼苗生存，数量庞大且季节性不明显的种子雨供给（窦丽娜等，2018），保证了种子的有效补给，大大提高植物殖居存活率，从而有效缓冲环境因子差异。

微生境本身的特征值（面积、土深、深宽比、圆符合度）对其上殖居植物组成与分布影响更显著、解释度更高。面积对物种丰富度的解释度压倒性地高于其他环境因子，其次是土深，说明面积、土深是露石微生境物种多样性的主要决定因子。较大的面积和土深能提升土壤对水分与矿物养分的保持能力（Belcher et al., 1995；李程程等，2012），其内的土壤微生物种类更丰富、土壤质量更高（周玮等，2018），能为植物根系提供更多的生存空间（刘媛，2020），从而支持更多植物殖居，与本研究结果一致。

进一步的模拟结果显示，微生境的面积与殖居植物的丰富度之间存在“岛屿地理学”里的种−面积关系（MacArthur& Wilson, 1967；Lomolino & Weiser, 2001）。因此，露石及其表面的微生境可以看作是镶嵌在岩溶地带土壤上的生境岛，每个生境岛是隔离的。种−面积关系隐含着复杂的生态过程，与物种的形成、灭绝和迁移扩散等密切相关（Chave et al., 2002; Zurlini et al., 2002; Ricklefs & Bermingham, 2004），研究结果表明，面积对于微生境中殖居维管植物的物种丰富度具有良好的指示作用。随着微生境受到的内外营力加剧，面积不断增大，微生境逐渐与露石周围土壤斑块相接，其上殖居植物物种数也趋于稳定。此外，大量数据集中在小面积（$<2\,000\ cm^2$）与少物种（1 和 2）处，主要是微生境的选择受限，随之面积的增大，微生境更易与露石周围土壤斑块相接，其中殖居植物更高大且根系会穿插露石裂隙，难以辨认供养其生长的微生境区域，故未纳入调查范围。

一般生境异质性的研究都是基于景观尺度的，选用海拔、坡度评估生境异质性（Yan et al., 2022）。本研究结果表明，对于小尺度的岩溶露石表面微生境，应该考虑选取微生境形态特征值作为评估生境异质性的替代量，面积与土深应该作为最主要的评价指标。然而本研究中尚未计量微生境的养分、水分的时空变异性、微生境的各种承载力、林内种子雨供应及其有效性变异等，以及缺少对不同植被类型岩溶微生境的调查研究。未来需要增加这些内容，更加全面地与殖居植物的生物量、丰富度、密度等关联，相信可以为揭秘岩溶植物多样性与生境异质性关系提供更为充分的证据。

4 结论

通过对热带岩溶森林内的 586 个露石表面微生境及其殖居植物的调查与相关关系分析，得出以下结论：（1）热带岩溶森林中，露石表面微生境具有高度生境异质性，尤其是微生

境的形态特征——体积、面积的变异性非常高。（2）露石表面微生境中殖居植物的乔、灌、草物种丰富，具有寡种属、多岩溶特征种特征，森林优势种及岩溶适宜种占据主体地位。（3）露石表面微生境中，面积及土深对殖居植物物种组成及丰富度影响极其显著且解释度较高。（4）物种丰富度与面积有非常明显的递衰型指数拟合关系，即微生境的面积对物种丰富度有很好的指示作用。

参考文献：

BELCHER JW, KEEDY PA, TWOLAN SL, 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient[J]. J Ecol, 84(4): 673-682.

BEN-HUR E, KADMON R, 2020. Heterogeneity-diversity relationships in sessile organisms: a unified framework[J]. Ecol Lett, 23(1): 193-207.

CAO JH, YUAN DX, YANG H, 2022. Karst ecosystem and its plants[J]. Carsol Sin, 41(3): 365-377.［曹建华，袁道先，杨慧，等，2022. 岩溶生态系统中的植物[J]. 中国岩溶，41(3)：365-377.］

CHAVE J, MULLER-LANDAU HC, LEVIN SA, 2002. Comparing classical community models, theoretical consequences for patterns of diversity[J]. Amer Naturalist, 159(1): 1-23.

CHEN HS, NIE YP, WANG KL., 2013. Spatio-temporal heterogeneity of water and plant adaptation mechanisms in karst regions: a review[J]. Acta Ecol Sin, 33(2): 317-326.［陈洪松，聂云鹏，王克林，2013. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展[J]. 生态学报，33(2)：317-326.］

DOU LN, HANG WF, DENG XB, et al., 2018. Nine-year seed rain dynamics in Parashorea chinensis forest in Xishuangbanna, Southwest China[J]. Biodivers Sci, 26(9): 919-930.［窦丽娜，张文富，邓晓保，等，2018. 西双版纳望天树林种子雨 9 年动态[J]. 生物多样性，26(9)：919-930.］

DE WAELE J, PLAN L, AUDRA P, 2009. Recent developments in surface and subsurface karst geomorphology: An introduction[J]. Geomorphology, 106(1-2): 1-8.

FORD D, WILLIAMS PM, 2007. Karst Hydrogeology and Geomorphology[M]. England: John Wiley & Sons Ltd. : 9-36.

GE F, 2008. Modern ecology[M]. Beijing: Science Press: 36-47.［戈峰，2008. 现代生态学[M]. 北京：科学出版社：36-47.］

GUO K, LIU CC, DONG M, 2011. Ecological adaptation of plants and control of rocky desertification on karst region of Southwest China[J]. Chin J Plant Ecol, 35(10): 991-999.［郭柯，刘长成，董鸣，2011. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理[J]. 植物生态学报，35(10)：991-999.］

HEIDRICH L, BAE S, LEVICK S, et al., 2020. Heterogeneity-diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests[J]. Nat Ecol Evol, 4(9): 1-9.

HOU MF, JIANG ZC, 2006. Species diversity of karst original forest in different geochemica environments in Maolan[J]. Ecol Environ Sci, 15(3): 572-576.［侯满福，蒋忠诚，2006. 茂兰喀斯特原生林不同地球化学环境的植物物种多样性[J]. 生态环境，15(3)：572-576.］

HU G, ZHANG ZH, CHENG AY, et al., 2017. Characterizing and analyzing stand spatial structure of a northern subtropical karst secondary forest in Tianlong mountain of central Guizhou province, China[J]. Earth Environ, 45(1): 25-31.［胡刚，张忠华，程安云，等，2017. 黔中天龙山喀斯特次生林林分空间结构的量化与分析[J]. 地球与环境，45(1)：25-31.］

HUANG FZ, DING T, LI XK, et al., 2016. Species diversity for various associations along an altitudinal gradient in the karst seasonal rainforest in Nonggang[J]. Acta Ecol Sin, 36(14): 4509-4517.［黄甫昭，丁涛，李先琨，等，2016. 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化[J]. 生态学报，36(14)：4509-4517.］
HUANG YQ, LI XK, ZHANG ZF, et al., 2011. Seasonal changes in *Cyclobalanopsis glauca* transpiration and canopy stomatal conductance and their dependence on subterranean water and climatic factors in rocky karst terrain[J]. J Hydrol, 402(1/2): 135-143.
HUANG YS, WU WH, JIANG RH, et al., 2013. Primary study on species diversity of plant in Longgang national nature reserve of Guangxi[J]. Guihaia, 33(3): 346-355.［黄俞淞，吴望辉，蒋日红，等，2013. 广西弄岗国家级自然保护区植物物种多样性初步研究[J]. 广西植物，33(3)：346-355.］
LI CC, CHENG X, YANG SC, 2012. Study on the soil thickness factor of plant growth in karst mountains: Take the Guizhou Xiangbao Mountain as an example[J]. J Guizhou Norm Coll, 28(9): 38-41.［李程程，程星，杨士超，2012. 岩溶山区植物生长的土壤厚度因素研究——以贵州相宝山为例[J]. 贵州师范学院学报，28(9)：38-41.］
LI XS, PENG MC, DANG CL, 2007. Research progress of natural regeneration of plants[J]. Chin J Ecol, 26(12): 2081-2088.［李小双，彭明春，党承林，2007. 植物自然更新研究进展[J]. 生态学杂志，26(12)：2081-2088.］
LI YB, HOU JY, XIE DT, 2002. The Recent Development of Research on Karst Ecology in Southwest China[J]. Sci Geol Sin, 22(3): 365-370.［李阳兵，侯建筠，谢德体，2002. 中国西南岩溶生态研究进展[J]. 地理科学，22(3)：365-370.］
LIAO HK, LONG J, LI J, et al., 2010. Preliminary study on spatial heterogeneity of soil mineral composition and organic carbon content at different micro-habitats that under different vegetation types in karst region[J]. Carsol Sin, 29(4): 434-439.［廖洪凯，龙健，李娟，等，2010. 喀斯特地区不同植被下小生境土壤矿物组成及有机碳含量空间异质性初步研究[J]. 中国岩溶，29(4)：434-439.］
LIU F, WANG SJ, LUO HB, et al., 2008. Micro-habitats in karst forest ecosystem and variability of soils[J]. Acta Pedol Sin, 45(6): 1055-1062.［刘方，王世杰，罗海波，等，2008. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性[J]. 土壤学报，45(6)：1055-1062.］
LIU J, SHEN YX, ZHAO ZM, et al., 2018. Method to measure surface rock ratio in rocky desertification areas[J]. MT Res, 36(6): 973-980.［刘娟，沈有信，赵志猛，等，2018. 一种石漠区地表岩石裸露率测量方法[J]. 山地学报，36(6)：973-980.
LIU Y, 2020. Effects of soil depth on plant community structure and biomass in karst region [D]. Chongqing: Southwest University: 49-63.［刘媛，2020. 喀斯特土壤厚度对植物群落结构及生物量的影响[D]. 重庆：西南大学：49-63.］
LONG J, LIAO HK, LI J, et al., 2012. Relationships between soil and rocky desertification in typical karst mountain area based on redundancy analysis[J]. Chin J Environ Sci, 33(6): 2131-2138.［龙健，廖洪凯，李娟，等，2012. 基于冗余分析的典型喀斯特山区土壤-石漠化关系研究[J]. 环境科学，33(6)：2131-2138.］
LOMOLINO MV, WEISER MD, 2001. Towards a more general species-area relationship: Diversity on all islands, great and small[J]. J Biogeogr, 28(4): 431-445.
MACARTHUR RH, WILSON EO, 1967. The theory of island biogeography[M]. New Jersey: Princeton University Press: 76.
NAKASHIZUKA T, 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests[J]. Trends

Ecol Evol, 16(4): 205-210.
RICKLEFS RE, BERMINGHAM E, 2004. History and the species-area relationship in Lesser Antillean birds[J]. Amer Nat, 163(2): 227-239.
RICKLEFS RE, LOVETTEL IJ, 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups[J]. J Anim Ecol, 68(6), 1142-1160.
SHEN YX, ZHAO ZM, BI SC, et al., 2018. Rock outcrop and its ecological function in terrestrial ecosystem[J]. Adv Earth Sci, 33(4): 343-349.［沈有信，赵志猛，毕胜春，等，2018. 陆地系统中的露石及其生态作用［J］. 地球科学进展，33(4)：343-349.］
SFENTHOURAKIS S, TRIANTIS KA, 2009. Habitat diversity, ecological requirements of species and the Small Island Effect[J]. Divers Distrib, 15(1): 131-140.
SHENG MY, XIONG KN, WANG LJ, et al., 2018. Response of soil physical and chemical properties to rocky desertification succession in South China Karst[J]. Carbonate Evaporite, 33(1): 15-28.
SU ZM, LI XK, 2003. The types of natural vegetation in karst region of Guangxi and its classified system[J]. Guihaia, 24(4): 289-293.［苏宗明，李先琨，2003. 广西岩溶植被类型及其分类系统［J］. 广西植物，24(4)：289-293.］
TANG QY, 2021. Distribution pattern of species and pedigree diversity of karst plant community based on habitat heterogeneity[D]. Guiyang: Guizhou University: 3-4.［谭淇毓，2021. 基于生境异质性的喀斯特植物群落物种与谱系多样性分布格局［D］. 贵阳：贵州大学：3-4］
TRIANTIS KA, VARDINOYANNIS K, Tsolaki EP, et al., 2006. Re-approaching the small island effect[J]. J Biogeogr, 33(5): 914-923.
TU YL, 1995. A analisis of flora and ecological characteristics of karst scrubs in Guizhou province[J]. J Guizhou Norm Univ, 13(3): 1-8.［屠玉麟，1995. 贵州喀斯特灌丛区系与生态特征分析［J］. 贵州师范大学学报，13(3)：1-8.］
WANG DL, ZHU SQ, HUANG BL, 2003. Primary study on soft physical and chemical properties in rocky desertification process[J]. J MT Agric Biol，22(3): 204-207.［王德炉，朱守谦，黄宝龙. 石漠化过程中土壤理化性质变化的初步研究［J］. 山地农业生物学报，22(3)：204-207.］
WANG KL, ZHANG CH, CHEN HS, et al., 2019. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services[J]. Landscape Ecol, 34(12): 2743-2763.
WANG SJ, LU HM, ZHOU YC, et al., 2007. Spatial variability of soil organic carbon and representative soil sampling method in Maolan karst virgin forest[J]. Acta Pedol Sin, 44(3): 475-483.［王世杰，卢红梅，周运超，等，2007. 茂兰喀斯特原始森林土壤有机碳的空间变异性与代表性土样采集方法［J］. 土壤学报，44(3)：475-483.］
WEI XH, XU XZ, LEI LL, et al., 2014. Study on the featuresof vegetation in different landforms of peak forest plain in the North Guangdong[J]. Carsol Sin, 33(4): 441-448.［魏兴琥，徐喜珍，雷俐，等，2014. 粤北岩溶峰林不同地貌部位植被特征研究［J］. 中国岩溶，33(4):441-448.］
WU QS, LONG J, LI J, et al., 2019. Effects of different microhabitat types on soil microbial community composition in the Maolan karst forest in southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 39(3): 1009-1018.［吴求生，龙健，李娟，等，2019. 茂兰喀斯特森林小生境类型对土壤微生物群落组成的影响［J］. 生态学报，39(3)：1009-1018.］
WU Y, 2019. Biodiversity and ecological adaptability of epiphytes in the tropical karst forests in

Xishuangbanna, Yunnan[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences: 23-27. [吴毅，2019. 西双版纳热带喀斯特森林附生植物的多样性与生态适应性研究[D]. 北京：中国科学院大学：23-27.]
WU YX, TAO DH, DENG PY, 2015. Problems and countermeasures of using vines for rocky desertification control[J]. S Chin For Sci, 43(2): 50-55. [吴易雄，陶抵辉，邓沛怡，2015. 利用藤本植物治理石漠化的成效、存在的问题与对策[J]. 南方林业科学，43(2)：50-55.]
XU L, HE XR, FANG ZJ, et al., 1997. Study on the community characteristics of the world’s only walnut single leaf incense tree[J]. J NW For Univ, 12(4): 1-6. [徐良，何新荣，房志坚，等，1997. 世界唯一胡桃目单叶化香树植物群落学特点的研究[J]. 西北林学院学报，12(4)：1-6.]
XU HQ, LIU WY, SHEN YX, et al., 2006. A preliminary study of epiphytes in semi-humid evergreen broad-leaved forest in Stone-forest Karst Region, Yunnan Province[J]. Guihaia, 26(1): 43-48. [徐海清，刘文耀，沈有信，等，2006. 云南石林喀斯特地区半湿润常绿阔叶林附生植物的初步研究[J]. 广西植物，26(1)：43-48.]
YAN YZ, JARVIE S, LIU QF, et al., 2022. Effects of fragmentation on grassland plant diversity depend on the habitat specialization of species[J]. Biol Conserv, 275: 109773.
YAN YZ, JARVIE S, ZHANG Q, et al., 2023. Habitat heterogeneity determines species richness on small habitat islands in a fragmented landscape[J]. J Biogeogr, 50(5): 976-986.
YANG L, YANG C, ZHU TB, et al., 2018. Contents and availability of trace elements in soils of natural forests in karst region[J]. Carsol Sin, 37(1): 59-66. [杨霖，杨程，朱同彬，等，2018. 岩溶区原始林土壤微量元素含量与有效特征[J]. 中国岩溶，37(1)：59-66.]
YE TM, RONG L, WANG MJ， et al., 2023. Relationship between aboveground biomass and environmental factors of typical karst secondary forest in Tianlong Mountain, central Guizhou[J]. Guihaia, 43(3): 484-493. [叶天木，容丽，王梦洁，等，2023. 黔中天龙山典型喀斯特次生林地上生物量与环境因子的关系[J]. 广西植物，43(3)：484-493.]
YUAN TX, ZHANG HP, OU ZY, et al., 2014. Effects of topography on the diversity and distribution pattern of ground plants in karst montane forests in Southwest Guangxi, China[J]. Chin J Appl Ecol, 25(10): 2803-2810. [袁铁象，张合平，欧芷阳，等，2014. 地形对桂西南喀斯特山地森林地表植物多样性及分布格局的影响[J]. 应用生态学报，25(10)：2803-2810.]
ZHANG T, ZHANG JL, YANG T, et al., 2023. Influence of topographic factors on plant diversity and spatial distribution of karst around FAST[J]. Guihaia，43(3): 473-483. [张婷，张建利，杨涛，等，2023. 地形因子对FAST周边喀斯特植物多样性及空间分布的影响[J]. 广西植物，43(3)：473-483.]
ZHOU W, YAN M, SU CH, et al., 2018. Study on soil microbial quantity and biomass developed from different carbonate-rock and soil thickness: A case study of Huaxi District in Guiyang[J]. Carsol Sin, 37(2): 168-174. [周玮，严敏，苏春花，等，2018. 不同碳酸盐岩和土层厚度下土壤微生物数量及生物量的研究——以贵阳市花溪区为例[J]. 中国岩溶，37(2)：168-174.]
ZHU H, 2007. The karst ecosystem of southern China and its biodiversity[J]. Trop For, 35(S1): 44-47. [朱华，2007. 中国南方石灰岩（喀斯特）生态系统及生物多样性特征[J]. 热带林业，35(S1)：44-47.]
ZHU H, WANG H, LI BG, et al., 2003. Biogeography and floristic affinities of the limestone flora in Southern Yunnan, China [J]. Ann MO Bot Gard, 90(3): 444-465.

ZHU H, WANG H, LI BG, et al., 2015. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna[J]. Plant Sci J, 33(5): 641-726.［朱华，王洪，李保贵，等，2015. 西双版纳森林植被研究[J]. 植物科学学报，33(5)：641-726.］
ZHU SQ, HE JX, LU WM, et al., 2002. A study on microhabitats to karst forest in Maolan[M]// ZHU SQ, Ecological research on karst forest(III). Guiyang: Guizhou Science and Technology Press: 38-48. [朱守谦，何纪星，魏鲁明，等，2002. 茂兰喀斯特森林小生境特征研究[M]// 朱守谦. 喀斯特森林生态研究（III）. 贵阳：贵州科学技术出版社：38-48.]
ZHU XA, SHEN YX, HE BB, et al., 2016. Species diversity and biomass of vascular plant on rocky outcrops in karst area[J]. MT Res, 34(2): 165-172.［朱习爱，沈有信，何贝贝，等，2016. 云南石林岩生维管植物多样性及生物量特征[J]. 山地学报，34(2)：165-172.］
ZURLINI G, GROSSI L, ROSSI O, 2002. Spatial-accumulation pattern and extinction rates of Mediterranean flora as related to species confinement to habitats in preserves and larger areas[J]. Conserv Biol, 16(4): 948-963.